ADANSONIA, sér. 2, 8 (4) 1968.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE DES BROMÉLIACÉES [1]

par Germain BONNY

RÉSUMÉ : Chez plusieurs espèces de Broméliacées a pu être mise en évidence l'existence de deux sortes de sclérenchymes, l'un de type classique, l'autre capable de fixer les colorants de la subérine.
Les racines « intra-caulinaires » sont décrites dans quelques espèces.

SUMMARY : Many species of Bromeliaceæ shows two kinds of sclerenchyma: one typical, and another which is able to be coloured by the stains of the suberin.
Intracaulinary roots are described in some species.

HISTORIQUE

Si les premiers travaux sur les Broméliacées datent du XVIII[e] siècle, — époque où se situent notamment les descriptions publiées par PLUMIER — ce n'est qu'à la fin du XIX[e] siècle et au XX[e] que sont envisagés les problèmes de leur structure en relation avec leur biologie. SCHIMPER (1884, 1888) met en évidence l'absorption de l'eau par leurs feuilles. MEZ (1904) décrit le mécanisme de l'absorption par les écailles des Broméliacées épiphytes. TIETZE (1906), par une étude comparative des écailles dans les différents groupes, montre leur spécialisation progressive. ASO (1910) conclut que l'absorption des sels par les écailles est incontestable ches les *Tillandsia*, mais qu'elle est par contre nulle chez l'Ananas. Pour PICADO (1913), seules les Broméliacées épiphytes auraient des écailles effectivement absorbantes.

L'anatomie et la morphologie ont été l'objet de travaux de GAUDICHAUD-BEAUPRÉ, FALKENBERG (1876), JORGENSEN (1878), BORESCH (1908), EAMES et McDANIELS (1925), SOLEREDER et MEYER (1929); MEZ (1896) fait une esquisse morphologique et anatomique de quelques Broméliacées. M[lle] KEILINE (1915) souligne les relations entre la structure des feuilles et les modes de vie des espèces. CHODAT (1936) compare les citernes des Broméliacées à de véritables marécages suspendus. B. H. KRAUSS (1948, 1949) fait l'étude anatomique des divers organes d'*Ananas comosus* (L.) Merrill.

1. Travail effectué au Laboratoire de Botanique tropicale de la Faculté des Sciences de Paris.

PROBLÈMES POSÉS PAR LA STRUCTURE DES BROMÉLIACÉES

Les « racines intra-caulinaires », qui, avant de sortir à l'extérieur, cheminent dans les parenchymes de la plante, méritaient d'être revues, quant à leur structure et à leur répartition taxinomique.

Si la structure des écailles absorbantes a été décrite, il reste à préciser d'autres éléments des structures xéromorphes des Broméliacées. Le problème se pose particulièrement pour les espèces, — épiphytes ou terrestres, — qui vivent dans des régions dépourvues de pluies pendant de longues périodes, comme les *caatingas* du Nord-Est brésilien. Exposées à une radiation solaire intense, et à une saison sans pluie occupant la majeure partie de l'année, ces espèces posent le problème de leur résistance à ces conditions extrêmes.

Les problèmes écologiques diffèrent suivant les groupes et leur habitat. On peut, parmi les Broméliacées, distinguer :

1) les espèces des régions forestières plus ou moins humides; si leur substrat (épiphytique ou rupicole) est parfois aride, elles bénéficient par contre de pluies plus ou moins réparties sur l'ensemble de l'année; c'est parmi elles que se rencontrent les formes à « citernes », c'est-à-dire à réserve d'eau externe;

2) les espèces des régions arides, dépourvues de pluies pendant de nombreux mois, et soumises à la radiation solaire; les citernes, qui seraient ici inefficaces, leur font défaut; par contre on observe chez elles des structures plus ou moins coriaces, et l'on peut, *a priori*, penser qu'elles possèdent des structures anatomiques permettant d'éviter au maximum les pertes d'eau.

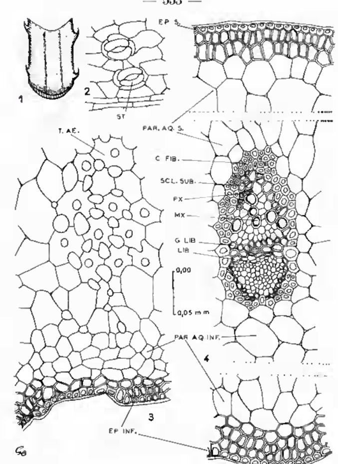
Nous avons tenté de préciser les structures d'un certain nombre d'espèces, appartenant à ces diverses catégories écologiques. Sauf indication contraire, nos spécimens proviennent des serres du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Nous tenons à exprimer ici notre reconnaissance à ce grand établissement scientifique. Nous remercions particulièrement M. Rose, Chef des serres, et ses collaborateurs, qui ont aimablement facilité notre tâche. Nous exprimons également notre gratitude à M. le Professeur Adjanohoun, qui nous a envoyé d'Afrique des spécimens de *Pitcairnia feliciana*.

ÉTUDE ANATOMIQUE DE QUELQUES BROMÉLIACÉES

BROMÉLIOÏDÉES

a) **Bromelia? fastuosa** Lindl. (Pl. 1).

Cette espèce, très xéromorphe, possède des feuilles épaisses et remarquablement coriaces, pourvues d'épines crochues et acérées (pl. 1, fig. 1).



Pl. 1. — **Bromelia ? fastuosa** Lindl. : **1**, portion de feuille avec les bords armés d'épines dures et acérées; **2**, épiderme de la feuille avec deux stomates (**ST**) jumelés; **3**, portion de feuille montrant en coupe transversale le tissu aérifère (T.AE.) particulièrement net et développé **4**, détail de la feuille en coupe transversale au niveau d'un faisceau libéro-ligneux. — **C. FIB.**: cordon fibreux; **SCL. SUB.** : sclérenchyme colorable par les colorants de la subérine; **PX**; protoxylème; **MX** : métaxylème; **G. LIB.** : gaine libérienne lignifiée; **PAR. AQ.** : « parenchyme aquifère ».

Ses feuilles présentent de nombreux stomates tétracytiques, groupés par files de 3 rangées, séparées par des zones sans stomates. Les cellules stomatiques, dont les parois sont colorées par le bleu BZL, sont nettement plus grandes que leurs cellules compagnes (pl. 1, fig. 2).

En coupe transversale, on observe dans cette feuille (fig. 3) :

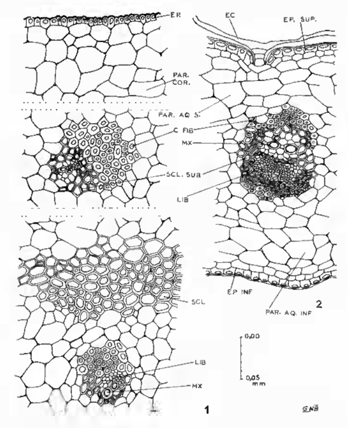
un épiderme à surface onduleuse, — les files de stomates se trouvant dans les dépressions, et les cellules épidermiques ayant des membranes très épaisses;

un parenchyme aquifère, qui comprend, vers la face supérieure,

5-6 assises d'allure palissadique, et vers la face inférieure une dizaine d'assises de cellules presque isodiamétriques;

un tissu aérifère, qui arrive jusqu'aux stomates;

des faisceaux libéro-ligneux entourés d'un anneau de sclérenchyme colorable au bleu BZL et au noir cérol B; les cordons fibreux polaires (C. FIB.) se rejoignent en entourant complètement le faisceau; le liber est abondant, le métaxylème ne comprend que 2-3 vaisseaux et le protoxylème est oblitéré.



Pl. 2. — **Nidularium sp.** : **1**, détail de la tige en coupe transversale. Le parenchyme cortical contient des faisceaux libéro-ligneux; **2**, détail de la feuille en coupe transversale. Le parenchyme aquifère est peu développé. — SCL : sclérenchyme; PAR. COR. : parenchyme cortical.

b) **Nidularium sp.** (Pl. 2).

TIGE (fig. 1) :

épiderme à membranes internes et radiales très épaissies, colorables par les colorants de la lignine; cuticule mince;

parenchyme cortical très abondant, constitué de cellules à membranes minces, souvent avec de petits méats;

nombreux petits faisceaux libéro-ligneux, qui sont probablement des traces foliaires;

parenchyme interne comparable au parenchyme cortical, mais à cellules plus grandes;

dans ce tissu : nombreux faisceaux libéro-ligneux à métaxylème en V; protoxylème oblitéré; autour du phloème et du xylème : anneau de sclérenchyme dont les membranes primaires sont colorables par le noir cérol B;

le parenchyme cortical est séparé du parenchyme « interne » par 4-5 assises de sclérenchyme parfois colorable par le bleu BZL.

Feuille (fig. 2) :

Épiderme à contour plus ou moins sinueux, avec des membranes, internes et radiales, très épaissies; stomates sur la face inférieure;

parenchyme aquifère formé de grandes cellules à parois minces, — presque palissadiques dans la partie basale de la feuille;

liber et métaxylème bien développés, protoxylème disparu ouoblitéré;

autour des faisceaux : anneau de sclérenchyme colorable par le bleu BZL et le noir cérol B (membranes primaires); aux pôles, deux cordons fibreux (C. FIB.) qui se rejoignent parfois pour former un anneau;

tissu aérifère très fragile : cellules étoilées à méats aérifères.

c) **Ananas comosus** (L.) Merrill (Pl. 3).

Échantillon provenant de Côte-d'Ivoire.

Tige (fig. 3, 4) :

épiderme à membranes latérales et interne légèrement épaissies;

parenchyme cortical à membranes minces, raphides d'oxalate et grains d'aleurone; dans ce parenchyme circulent des traces foliaires et des racines « intra-caulinaires »;

parenchyme interne non sclérifié, dans lequel sont dispersés les faisceaux libéro-ligneux;

faisceaux entourés d'une gaine légèrement sclérifiée.

Racine extra-caulinaire (fig. 1) :

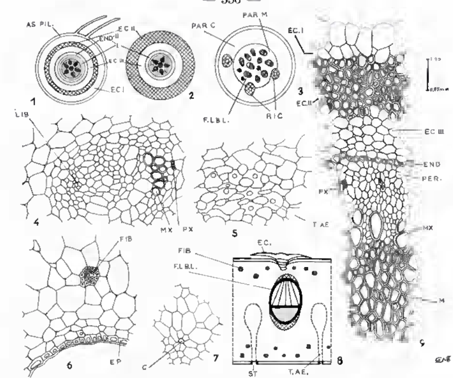
assise pilifère à poils nombreux;

écorce externe (EC. I), à membranes minces, parfois à raphides d'oxalate de calcium;

écorce moyenne (EC. II) généralement faiblement lignifiée, souvent seulement dans ses deux assises externes;

écorce interne (EC. III) : grandes cellules à membranes très minces;

endoderme à cellules de section quadrangulaire, à membranes épaissies; 2-3 assises de petites cellules à parois non épaissies sont superposées aux cellules endodermiques (« endoderme secondaire »);



Pl. 3. — **Ananas comosus** (L.) Merrill : **1 et 2**, coupe transversale schématique d'une racine extra-caulinaire (1) et d'une racine intra-caulinaire (2); **3**, schéma de la coupe transversale de la tige montrant la position des racines intra-caulinaires (R.I.C.) à l'intérieur du parenchyme cortical de la tige (PAR. C.); **4**, détail d'un faisceau libéro-ligneux de la tige; **5**, détail du tissu aérifère de la feuille; **6**, détail d'une portion de feuille en coupe transversale; **7**, détail de la partie centrale d'un poil écailleux, montrant la cellule centrale unique (C); **8**, schéma de la coupe transversale de la feuille; **9**, détail de la racine intra-caulinaire en coupe transversale. — F. LB. L. : faisceaux libéro-ligneux; FIB : massifs de fibres de sclérenchyme; EC I : écorce externe; EC II : écorce moyenne lignifiée; EC III : écorce interne; AS. PIL. : assise pilifère. En hachures entrecroisées : le sclérenchyme; en pointillé : le phloème; en hachures simples : le xylème.

péricycle à cellules polyédriques;

plusieurs pôles ligneux souvent peu nets; métaxylème réduit à 1-2 vaisseaux;

parenchyme médullaire très abondant et entièrement lignifié.

Racine « intra-caulinaire » (fig. 2, 9) :

pas d'assise pilifère ni de parenchyme cortical externe;

écorce moyenne de 2-6 assises entièrement sclérifiées;

parenchyme cortical interne, comprenant jusqu'à 10 assises non sclérifiées;

pas d' « endoderme secondaire »;

pour le reste, la structure est semblable à celle des racines extra-caulinaires.

Feuilles (fig. 5, 6, 7, 8) :

épiderme à cellules sinueuses sur la face inférieure, non sinueuses et à cuticule plus épaisse sur la face supérieure; stomates tétracytiques en files longitudinales sur la face inférieure; poils écailleux à une seule cellule centrale (C, fig. 7);

parenchyme aquifère supérieur : 7-8 cellules à membranes minces;

parenchyme aquifère inférieur : jusqu'à 13 assises de cellules, de plus grande taille, à membranes minces;

fibres dans les parenchymes aquifères;

tissu aérifère bien développé, à cellules étoilées avec méats;

faisceaux libéro-ligneux encadrés par :

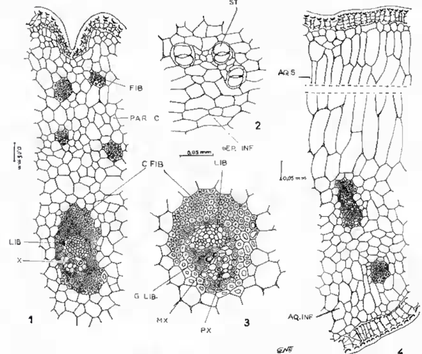
un anneau de sclérenchyme,

une gaine libérienne,

deux cordons fibreux aux pôles.

L'anneau de sclérenchyme et la gaine libérienne sont colorables par le bleu BZL., le noir Cérol B et le rouge Soudan (membrane moyenne).

d) **Acanthostachys strobilacea** (Schult. f.) Klotzsch. (Pl. 4).



Pl. 4. — **Acanthostachys strobilacea** (Schult.) Klotzsch : **1**, détail de la hampe florale en coupe transversale; **2**, détail de l'épiderme inférieur de la feuille avec des stomates (ST); **3**, détail d'un faisceau libéro-ligneux de la hampe florale; **4**, détail de la feuille en coupe transversale. — FIB. : fibres de sclérenchyme; C. FIB. : cordons fibreux coiffant les faisceaux cribro-vasculaires; AQ. SUP. : parenchyme aquifère supérieur; AQ. INF. : parenchyme aquifère inférieur; G. LIB. : gaine libérienne.

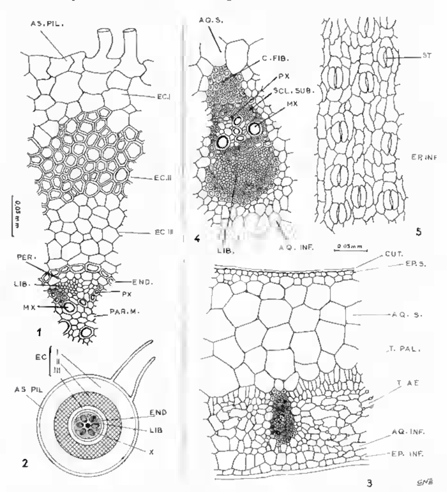
HAMPE FLORALE (fig. 1, 3) :

épiderme à parois latérale et interne très épaissies; cuticule très épaisse;

hypoderme à cellules allongées;

parenchyme cortical à grandes cellules, à membranes minces; des faisceaux de fibres, en deux cercles, y sont dispersés;

faisceaux libéro-ligneux à phloème et métaxylème bien développés; protoxylème souvent résorbé; anneau de sclérenchyme et gaine libérienne colorables par le noir cérol B et le rouge Soudan.



Pl. 5. — **Vriesea splendens** (Brongn.) Lem. : **1**, détail de la racine extra-caulinaire; **2**, schéma de la racine extra-caulinaire en coupe transversale. — **Pitcairnia feliciana** (A. Chev.) Harms et Mildbr. : **3**, coupe transversale dans la partie moyenne de la feuille; **4**, détail d'un faisceau libéro-ligneux de la feuille; **5**, épiderme inférieur de la feuille avec des stomates tétracytiques (ST). — TAE : tissu aérifère; PAR. M. : parenchyme médullaire.

Feuille (fig. 2, 4) :

épiderme à cellules sinueuses; à la face inférieure nombreux stomates tétracytiques groupés par 2, 3 ou 4, — ces groupes de stomates étant reliés par des sortes de sillons plus clairs; épiderme et hypoderme semblables à ceux de la hampe florale;

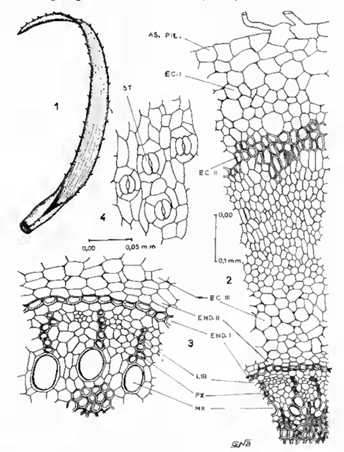
parenchyme aquifère supérieur palissadique;

parenchyme aquifère inférieur non palissadique, à cellules polyédriques, et renfermant une rangée de faisceaux de fibres;

faisceaux libéro-ligneux semblables à ceux de la hampe florale;

tissu aérifère peu développé et peu distinct, formé de cellules étoilées à méats.

e) **Billbergia pallidiflora** Liebm. (Pl. 6).



Pl. 6. — **Billbergia pallidiflora** Liebm. : **1**, feuille entière; **2**, détail de la racine extra-caulinaire en coupe transversale; **3**, détail d'une portion du cylindre central de la racine extra-caulinaire; **4**, détail de l'épiderme inférieur de la feuille avec des stomates (ST). — END I : « endoderme primaire »; END II : « endoderme secondaire ».

Racine extra-caulinaire (fig. 2, 3) :

assise pilifère à cellules à parois minces et longs poils absorbants;

parenchyme cortical externe à petites cellules à membranes minces;

écorce moyenne d'une vingtaine d'assises, dont les 2-3 externes sont lignifiées;

écorce interne à grandes cellules à membranes minces;

endoderme primaire net, doublé par trois assises de cellules à parois minces (« endoderme secondaire »);

cylindre central de faible diamètre, à péricycle d'1-2 assises.

PITCAIRNIOÏDÉES

a) **Pitcairnia feliciana** (A. Chev.) Harms et Mildbr. (Pl. 5).

P. feliciana est la seule Broméliacée connue à l'état spontané en Afrique. Les échantillons étudiés nous ont été adressés d'Afrique par M. le Professeur Adjanohoun.

Feuille (fig. 3, 4, 5.) :

épidermes supérieur et inférieur à cellules sinueuses; nombreux stomates en files parallèles sur la face inférieure; ces files sont elles-mêmes groupées par 5 ou 6 pour former des bandes stomatifères;

parenchyme aquifère supérieur non palissadique, à grandes cellules;

parenchyme aquifère inférieur quasi-inexistant;

faisceaux libéro-ligneux presque en contact avec l'épiderme inférieur, à phloème et métaxylème bien développés, entourés d'un anneau de sclérenchyme qui, comme la gaine libérienne, se colore par le noir cérol B (membranes primaires); aux deux pôles : cordons fibreux (parfois réunis en un anneau continu) à membranes non colorables par le noir cérol;

tissu aérifère abondant;

entre le parenchyme aquifère supérieur et le tissu aérifère, 2-3 assises de petites cellules palissadiques (T.PAL.) colorables par le noir cérol B (régions moyenne et supérieure de la feuille).

b) **Pitcairnia punicea** Scheidw. (Pl. 7).

Hampe florale (fig. 3 et 5) :

épiderme à membrane mince et cuticule peu épaisse;

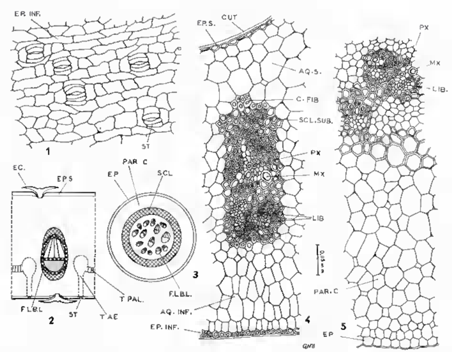
parenchyme cortical d'environ 8 assises de cellules polyédriques à membranes minces;

6-8 assises de cellules très sclérifiées séparant le parenchyme cortical du parenchyme interne;

faisceaux libéro-ligneux dispersés, entourés d'un anneau de sclérenchyme dont les membranes primaires, comme celles de la gaine libérienne, se colorent par le noir cérol B.

Feuille (fig. 1, 2 et 4) :

Épidermes comparables à ceux décrits chez *P. feliciana*, à membranes minces et cuticule peu épaisse, vivement colorée par le bleu BZL;



Pl. 7. — **Pitcairnia punicea** Scheidw. : **1**, détail de l'épiderme inférieur de la feuille; **2**, schéma de la coupe transversale de la feuille; **3**, schéma de la coupe transversale de la hampe florale; **4**, détail de la coupe transversale de la feuille au niveau d'un faisceau libéro-ligneux; **5**, détail de la coupe transversale de la hampe florale.

parenchyme aquifère supérieur à grandes cellules à membranes minces;

parenchyme aquifère inférieur à cellules plus petites;

tissu palissadique semblable à celui de *P. feliciana* entre les deux parenchymes;

tissu aérifère et faisceaux libéro-ligneux comparables à ceux de *P. feliciana*.

c) **Dyckia frigida** Hook. f. (Pl. 8).

Feuille (fig. 1, 2 *a* et 2 *b*) :

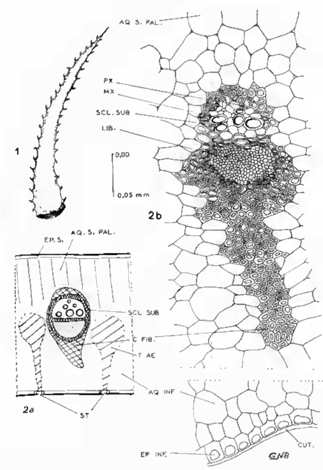
épiderme à membranes latérales et surtout internes très épaissies;

parenchyme aquifère supérieur palissadique très développé, représentant les 4/5 environ de l'épaisseur de la feuille;

parenchyme aquifère inférieur non palissadique, à cellules polyédriques à membranes minces;

tissu aérifère à cellules étoilées à méats;

faisceaux libéro-ligneux entourés chacun par un anneau de sclérenchyme colorable par le noir cérol B et le rouge Soudan; aux deux pôles



Pl. 8. — **Dyckia frigida** Hook. f. : **1**, feuille à marge armée d'épines acérées; **2a**, schéma de la feuille en coupe transversale; **2b**, détail de la feuille en coupe transversale.

des faisceaux : cordons fibreux, dont l'inférieur est parfois prolongé en pointe.

d) **Hechtia argentea** Bak. in Hemsl. (Pl. 9).

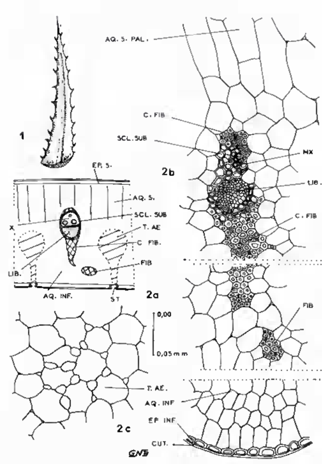
Feuille (fig. 1, 2 *a*, 2 *b* et 2 *c*) :

épiderme supérieur moins épais que l'inférieur; tous deux à parois radiales lignifiées;

parenchyme aquifère supérieur palissadique, à grandes cellules;

parenchyme aquifère inférieur à cellules polyédriques;

tissu aérifère et faisceaux libéro-ligneux comparables à ceux de *Dyckia frigida*.



Pl. 9. — **Hechtia argentea** Baker : **1**, feuille entière avec de fortes épines sur les bords; **2a**, schéma de la feuille (coupe transversale); **2b**, détail de la feuille (coupe transversale); **2c**, détail du tissu aérifère (T.AE.). — AQ : tissu aquifère; AQ.S.PAL. : tissu aquifère supérieur palissadique.

TILLANDSIOIDÉES

a) **Tillandsia castaneo-bulbosa** Mez et Werkle (Pl. 10).

Racine extra-caulinaire (fig. 2 et 3) :

assise pilifère;

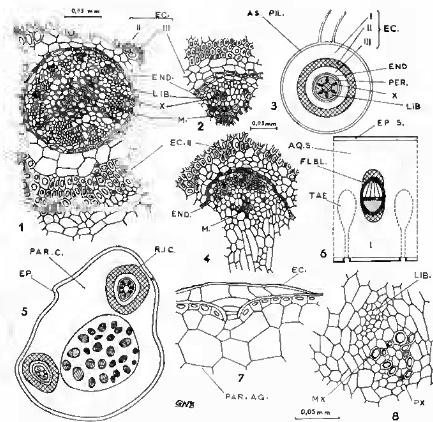
parenchyme cortical externe sans lignification;

parenchyme cortical moyen lignifié (une dizaine d'assises);

parenchyme cortical interne formé d'1-2 assises de grandes cellules à membranes minces;

endoderme à membranes épaissies, parfois en fer à cheval;

péricycle de 2-3 assises;



Pl. 10. — Tillandsia castaneo - bulbosa Mez et Werckle : **1**, détail de la racine intra-caulinaire; **2**, détail d'une portion de la racine extra-caulinaire; **3**, schéma de la racine extra-caulinaire; **4**, détail d'une racine intra-caulinaire au début de sa formation; **5**, schéma de la tige montrant deux racines intra-caulinaires (R.I.C.); **6**, schéma de la feuille (coupe transversale); **7**, portion d'épiderme de la feuille montrant un poil écailleux (EC.); **8**, détail d'un faisceau libéro-ligneux de la tige.

faisceaux libéro-ligneux à métaxylème développé;
région interne plus ou moins lignifiée suivant l'âge, et souvent réduite.

Racine intra-caulinaire (fig. 1 et 4) : diffère de la racine extra-caulinaire par :

l'absence d'assise pilifère et de parenchyme cortical externe,
l'écorce moyenne plus développée.

Tige (fig. 5 et 8) :

épiderme à membranes minces;
parenchyme cortical comportant vers l'extérieur de petites cellules

régulières et vers l'intérieur de grandes cellules polyédriques à membranes minces; dans ce tissu cheminent de nombreuses traces foliaires et 5-6 racines intra-caulinaires (R.I.C.);

parenchyme central non sclérifié, dans lequel sont dispersés de petits faisceaux libéro-ligneux.

FEUILLE (fig. 6 et 7) :

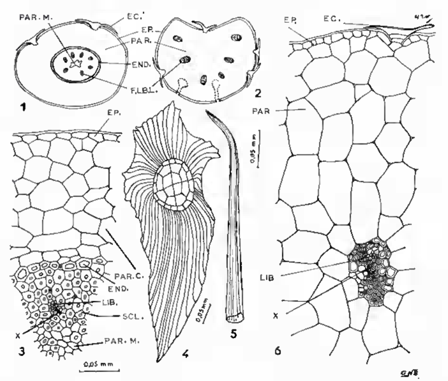
épiderme à parois radiales et interne très épaissies;

parenchymes aquifères supérieur et inférieur à cellules polyédriques ou presque arrondies;

tissu aérifère formé de grandes cellules étoilées à méats;

faisceaux libéro-ligneux très réduits, entourés de sclérenchyme; bois et liber séparés par une gaine libérienne.

b) **Tillandsia usneoides** (L.) L. (Pl. 11).



Pl. 11. — **Tillandsia usneoides L.** : **1**, schéma de la tige en coupe transversale; **2**, schéma de la feuille en coupe transversale; **3**, détail de la tige (coupe transversale); **4**, détail d'un poil écailleux; **5**, feuille éclaircie au chloral-lactophénol montrant par transparence les faisceaux libéro-ligneux; **6**, détail de la feuille (coupe transversale).

Espèce à aire géographique très vaste. En cas de trop grande sécheresse, cette plante peut se laisser dessécher impunément puisque dès les premières traces d'humidité, elle reverdit et reprend vie.

Tige (fig. 1 et 3) : La tige, d'aspect lianescent, présente en coupe :

épiderme mince;

parenchyme à grandes cellules à membranes minces;

endoderme à membranes épaissies;

cylindre central presque entièrement lignifié, avec 8-9 faisceaux libéro-ligneux très réduits (3-4 vaisseaux souvent oblitérés);

parenchyme médullaire réduit, non sclérifié, à contour digité.

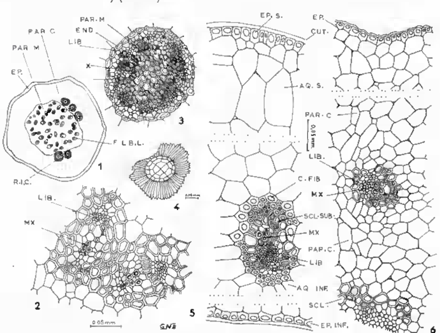
Feuille (fig. 2, 5 et 6) :

épiderme peu épais;

parenchyme aquifère à grandes cellules à membranes minces : parfois à raphides d'oxalate;

dans ce parenchyme : un arc de 6-7 faisceaux libéro-ligneux entourés chacun de sclérenchyme; vaisseaux de petit calibre.

c) **Tillandsia aëranthos** (Loisel.) Desf. ex Steud. (*Tillandsia dianthoidea* Rossi) (Pl. 12).



Pl. 12. — **Tillandsia aëranthos** (Loisel.) Desf. (*T. dianthoidea* Rossi) : **1**, schéma de la coupe transversale de la tige montrant des racines intracaulinaires (R.I.C.); **2**, faisceaux libéro-ligneux de la tige; **3**, cylindre central d'une racine intra-caulinaire; **4**, poil écailleux; **5**, détail de la feuille en coupe transversale; **6**, détail de la hampe florale (coupe transversale).

RACINE EXTRA-CAULINAIRE :

assise pilifère, avec poils absorbants;
parenchyme cortical externe à grandes cellules à parois minces. parfois à raphides d'oxalate;
écorce moyenne entièrement lignifiée;
parenchyme cortical interne réduit à une seule assise de grandes cellules à parois minces;
endoderme à parois épaissies;
péricycle peu distinct, à petites cellules;
faisceaux à liber réduit;
région médullaire entièrement lignifiée.

RACINE INTRA-CAULINAIRE (fig. 3) : même structure que chez *T. castaneo-bulbosa.*

TIGE (fig. 1 et 2) :

épiderme mince;
parenchyme cortical développé, à cellules souvent grandes; ce tissu peut renfermer 9 racines, ou plus;
péricycle peu distinct;
parenchyme central non sclérifié, renfermant des faisceaux libéro-ligneux entourés de sclérenchyme, et à gaine libérienne; des racines intra-caulinaires peuvent parfois s'y rencontrer.

HAMPE FLORALE (fig. 6) : Même structure que la tige, mais sans racines intra-caulinaires; de plus, entre le parenchyme cortical et le parenchyme central, se trouve un anneau de sclérenchyme dont les membranes primaires se colorent par le noir cérol B.

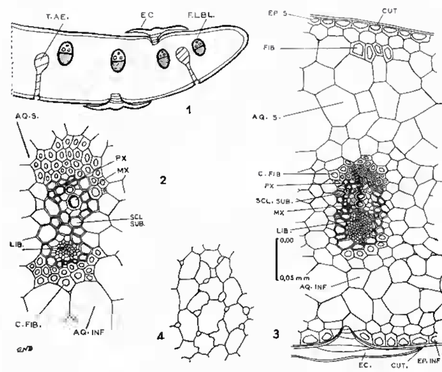
FEUILLE (fig. 5) :

épiderme à cellules sinueuses; nombreux stomates tétracytiques à la face inférieure, disposés en files longitudinales; cuticule épaisse; parois interne et radiales très épaissies;
parenchyme aquifère supérieur à cellules presque palissadiques;
parenchyme aquifère inférieur moins développé, et à cellules polyédriques;
faisceaux libéro-ligneux entourés de sclérenchyme dont les membranes primaires se colorent au noir cérol B; cordons fibreux polaires se rejoignant pour former un anneau, et non colorables par le noir cérol B;
tissu aérifère à cellules étoilées à méats.

d) **Tillandsia streptophylla** Scheidw. (Pl. 13).

FEUILLE (fig. 1 et 2) :

La feuille possède une base engainante très élargie. Sa structure comporte :



Pl. 13. — **Tillandsia streptophylla** Scheidw. : **1**, schéma de la coupe transversale de la feuille; **2**, détail d'un faisceau libéro-ligneux de la feuille. — **Tillandsia lindenii** Regel : **3**, détail de la feuille au niveau d'un faisceau libéro-ligneux et d'un poil écailleux; **4**, tissu aérifère.

cellules épidermiques à contour sinueux; nombreux stomates tétracytiques, en files parallèles, à la face inférieure; parois radiales et interne très épaissies et lignifiées;

parenchyme aquifère plus développé à la face inférieure;

tissu aérifère bien développé;

faisceaux libéro-ligneux très réduits, à gaine de sclérenchyme qui, comme la gaine libérienne, est colorable par le noir cérol B; par contre les cordons fibreux polaires, qui ne se rejoignent pas, ne fixent pas ce colorant.

e) **Tillandsia lindenii** Regel. (Pl. 13).

Feuille (fig. 3 et 4) :

épiderme à cuticule mince, membranes radiales et interne épaisses;

petits îlots de fibres de sclérenchyme proches des deux épidermes;

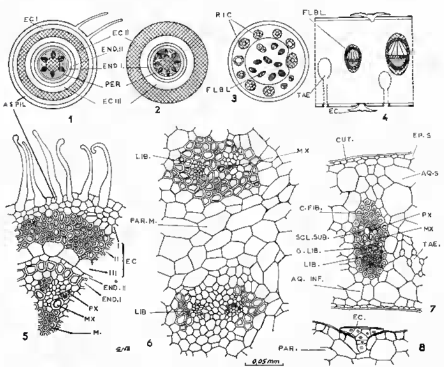
mésophylle très lignifié vers les marges de la feuille, et, ailleurs, constitué par un parenchyme aquifère à grandes cellules à parois minces;

faisceaux libéro-ligneux à anneau de sclérenchyme et gaine libétienne;
tissu aérifère à cellules étoilées à méats.

f) **Guzmania lingulata** (L.) Mez in DC. (Pl. 14).

Racine extra-caulinaire (fig. 1 et 5) :

assise pilifère à longs poils,
parenchyme cortical externe à 3-6 assises à membranes minces;
écorce moyenne à 5-7 assises lignifiées;
parenchyme cortical interne à une assise de grandes cellules à parois minces;
endoderme primaire à membranes colorables par le bleu BZL, superposé à un endoderme secondaire;
péricycle d'1-2 assises;
région médullaire entièrement lignifiée.



Pl. 14. — **Guzmania lingulata** (L.) Mez : **1** et **2**, schémas d'une racine extra-caulinaire (**1**) et d'une racine intra-caulinaire (**2**); **3**, schéma de la tige montrant les racines intra-caulinaire (R.I.C.); **4**, schéma de la feuille en coupe transversale; **5**, détail d'une portion de la racine extra-caulinaire; **6**, parenchyme médullaire de la tige avec deux faisceaux libéro-ligneux; **7**, détail de la coupe transversale de la feuille; **8**, portion d'épiderme de la feuille avec un poil écailleux.

Racine intra-caulinaire (fig. 2) :

se distingue des racines extra-caulinaires par l'absence d'assise pilifère et de parenchyme cortical externe;

écorce moyenne bien développée et entièrement sclérifiée; pour le reste : même disposition que dans la racine extra-caulinaire.

Feuille (fig. 4, 7 et 8) :

épidermes à cellules sinueuses; nombreux stomates tétracytiques à la face inférieure; cuticule mince; membranes radiales et interne épaissies;

parenchyme aquifère non palissadique et très réduit : 3 assises pour le supérieur, 2-3 pour l'inférieur;

tissu aérifère développé : cellules étoilées à méats;

faisceaux libéro-ligneux réduits; anneau de sclérenchyme et gaine libérienne colorables par le bleu BZL.

Tige (fig. 3 et 6) :

épiderme à petites cellules à parois non épaissies;

parenchyme à cellules hexagonales et contenant de nombreuses racines intra-caulinaires;

péricycle peu net avec de petites cellules presque écrasées;

parenchyme médullaire non sclérifié renfermant des faisceaux libéro-ligneux.

g) **Vriesea splendens** (Brongn.) Lem. (Pl. 5).

Nous n'avons pas observé de racines intra-caulinaires dans l'écorce de la tige.

Racine extra-caulinaire (fig. 1 et 2) :

assise pilifère à longs poils;

parenchyme cortical externe à 2-3 assises de cellules à parois minces;

parenchyme cortical moyen à 5-8 assises lignifiées;

parenchyme cortical interne à 1-2 assises de très grandes cellules à parois minces;

endoderme à membranes épaissies, — surtout l'interne et les latérales;

péricycle d'une assise de petites cellules, 4-5 pôles de protoxylème; métaxylème réduit à 2-3 vaisseaux;

parenchyme médullaire réduit et non lignifié.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

LES RACINES INTRA-CAULINAIRES

L'existence de racines intra-caulinaires avait déjà été signalée (Meyer 1940; Krauss, 1948, 1949) chez *Ananas comosus* et dans le genre *Tillandsia.* Elles correspondent à un cheminement plus ou moins long

des racines adventives dans les tissus de la tige avant leur sortie à l'extérieur.

Parmi les espèces que nous avons étudiées dans ce travail, les suivantes renferment de telles racines intra-caulinaires : *Ananas comosus, Tillandsia aëranthos, T. castaneo-bulbosa* et *Guzmania lingulata.* On peut ici rappeler les affinités taxinomiques entre les genres *Guzmania* et *Tillandsia.* Par contre nous n'avons pas rencontré de telles racines intra-caulinaires dans les autres espèces étudiées : *Tillandsia usneoides, Nidularium* sp., *Dyckia frigida, Billbergia pallidiflora.* On peut souligner ici que, à part *Ananas comosus*, toutes les espèces à racines intra-caulinaires appartiennent à la tribu des Tillandsiées.

On peut supposer que ces racines intra-caulinaires, — grâce à leurs tissus sclérifiés, — peuvent jouer un rôle dans le port et la solidité de la plante. Du point de vue anatomique, elles se différencient des racines extra-caulinaires par l'absence d'assise pilifère et de parenchyme cortical externe.

LES POILS ÉCAILLEUX

Nos observations ont confirmé l'existence de poils écailleux de types différents. Parmi les espèces étudiées, on peut distinguer :

un type *Tillandsia* à 4 cellules centrales (Pl. 10, fig. 7; pl. 11, fig. 4; pl. 12, fig. 4);

un type *Ananas*, à 1 seule cellule centrale (pl. 3, fig. 7).

LES STOMATES

A la face inférieure de la feuille existent de nombreux stomates tétracytiques. D'après Metcalfe, ce type de stomates de rencontre chez les Commélinacées, les Palmiers, les Scitaminales.

Ces stomates peuvent être réunis dans des dépressions de la surface, à cellules épidermiques plus petites, soit par 2 (*Bromelia?fasluosa*, pl. 1, fig. 2), soit par 3 ou 4 (*Acanthostachys strobilacea*, pl. 4, fig. 2).

TISSUS AQUIFÈRE ET AÉRIFÈRE

Le parenchyme aquifère est quelquefois palissadique du côté supérieur *(Acanthostachys strobilacea, Dyckia frigida, Hechtia argentea).* Chez les espèces étudiées, il n'a jamais cette structure vers la face inférieure.

Dans nos espèces, le tissu aérifère est toujours constitué de cellules étoilées, avec des méats. On notera son grand développement chez *Bromelia ? fastuosa*. (Pl. 1, fig. 3.)

EXISTENCE DE DEUX SORTES DE SCLÉRENCHYMES

L'emploi du bleu BZL, du noir cérol B et du rouge Soudan B nous a permis de mettre en évidence l'existence de deux sortes de sclérenchymes.

Un premier type de sclérenchyme est caractérisé par le fait que ses membranes primaires sont colorables par le bleu BZL, le noir cérol B et le rouge Soudan B. En lumière polarisée, ce sclérenchyme apparaît peu lumineux et grisâtre, ce qui laisse supposer qu'il est peu lignifié. Ce sclérenchyme est localisé immédiatement autour des faisceaux libéro-ligneux, et dans la « gaine libérienne », tant dans la tige et la hampe florale que dans la feuille. Dans la feuille, ce sclérenchyme avait déjà été décrit par Schwendener, Richter et Hartwich, qui l'avaient qualifié d' « endoderme ». Ces auteurs et Krauss pensaient que ce sclérenchyme présente seulement les réactions de la lignine. Sa colorabilité par le bleu BZL, le noir cérol B et le rouge Soudan B laisse supposer que, en plus de la lignine, il présente, au niveau de ses membranes primaires, une imprégnation par une substance plus ou moins apparentée à la subérine.

Au contraire, les cordons fibreux qui coiffent les pôles des faisceaux libéro-ligneux, et parfois se rejoignent pour constituer un anneau, sont constitués par un sclérenchyme à membranes beaucoup plus épaissies. La cavité cellulaire y est souvent réduite à un canal étroit. Les colorants précités ne sont pas fixés par ses membranes. En lumière polarisée, ce sclérenchyme est très lumineux, ce qui montre qu'il est très lignifié.

LES STRUCTURES ET L'ÉCONOMIE DE L'EAU

La captation de l'eau par les écailles épidermiques, chez de nombreuses espèces, est un fait couramment admis. Cette eau est ensuite mise en réserve dans les parenchymes.

Les structures anatomiques étudiées permettent d'envisager plusieurs mécanismes favorisant le maintien de cette eau malgré des conditions écologiques souvent très xériques :

1. épiderme à cuticule développée et à membranes épaisses;
2. disposition des stomates en files dans des dépressions, — disposition qui les soustrait partiellement à l'action de l'air sec, et particulièrement du vent;
3. existence, — notamment chez *Pitcairnia feliciana* et *P. punicea*, — d'un tissu colorable par le noir cérol B, situé entre le tissu aérifère et le parenchyme aquifère; ce tissu pourrait ainsi être une protection de ce dernier contre les pertes d'eau;
4. présence, dans la racine, d'un parenchyme cortical moyen lignifié, qui contribue à isoler le parenchyme interne;
5. existence, enfin, autour des faisceaux libéro-ligneux, non seulement d'un sclérenchyme banal, mais aussi d'un sclérenchyme très particulier, auquel des substances probablement voisines de la subérine donneraient un pouvoir protecteur particulièrement accentué.

Sur le plan taxinomique, il est intéressant de constater que la tribu des Tillandsiées possède un certain nombre de structures particulièrement aptes à favoriser la protection des réserves d'eau, — fait que l'on ne peut manquer de mettre en parallèle avec l'aire géographique très vaste de ces plantes et leur grande amplitude écologique, qui permet à certaines

espèces de vivre sur des substrats très secs ou dans des climats particulièrement arides (par exemple dans certaines formes de *caatingas*) :

1. développement de l'écorce moyenne lignifiée de la racine,
2. présence fréquente de racines intra-caulinaires,
3. tissus conducteurs peu développés,
4. sclérenchyme périfasciculaire imprégné d'une substance vraisemblablement voisine de la subérine.

Bibliographie

Aso K. — Können Bromeliaceen durch die Schuppen der Blätter Salze aufnehmen? Flora (Iena) **100** : 447 et 59 (1910),

Bachmann O. — Untersuchungen uber die systematische Bedeutung der Schildhaare. Flora (Iena) **69** : 387-400, 404-415, 428-448 (1886).

Baker J. G. — Handbook of the *Bromeliaceæ*. London (1889).

Barbaini M. — Ricerche anatomo-fisiologiche sulle foglie delle *Tillandsia*. Atti Istit. bot. Univ. Pavia, 2e sér., **18** : 95-107 (1921).

Baumert K. — Physiologische Bromeliaceen Studien III. Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Inaug. Diss. Erlangen (1907).

Bergman H. J. et Weller D. M. — An anatomical study of the pineapple plant (1928). (Manuscrit non publié cité par Krauss)

Billings F. H. — A study of *Tillandsia usneoides*. Bot. Gaz. **38** : 99-121 (1904).

Boresch K. — Uber Gummifluss bei Bromeliaceen nebst Beiträgen zu ihren Anatomie. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, (Math.-naturwiss. Klasse) **117** : 1033-1080 (1908).

Bulitsch A. — Zur Anatomie der Bromeliaceen. I Der schieferige Ueberzug der *Billbergia iridifolia* Lindl. und seine Entwicklungsgeschichte (en russe, résumé allemand). Trudy Kazan Un. Obshchestva Etestvoispytatelei **24,** 1 : 3-53 (1892).

Cederwall E. V. — Anatomisck-fysiologiska Undersökningar öfver Bladet hos Bromeliacerna. Göteborgs Kongl. Vetenskaps. och Vitterhets. Samballet Handlingar Ny Tisdbojd **19,** 56 pages (1884).

Chevalier C. — Monographie des Broméliacées-Tillandsioidées. Bull. Soc. Hortic. Fr. (1930).

Chevalier C. et Chevalier C. fils. — Catalogue des Broméliacées (Exsiccata et plantes vivantes). Lejeunia, Mém. nº **2,** 127 pages (1942).

Chodat R. — La biologie des plantes. Les plantes aquatiques. Genève et Paris (1917).

Chodat et Vischer W. — Les Broméliacées dans la végétation du Paraguay. IV. Bull. Soc. Bot. Genève, ser. 2, **8** : 202-264 (1916).

— Résultats scientifiques d'une mission botanique suisse au Paraguay. Iº fascicule : 95-157. Genève (1916).

Costantin J. — La nature tropicale. Paris, 1 vol., 315 p. (1899).

Duchartre P. — Expériences sur la végétation d'une Broméliacée sans racines. Journ. Soc. imper. centr. Hort. France, ser. 2, **2** : 546-556 (1868).

Duval L. — Les Broméliacées. Paris, 150 p. (1896).

Eames A. J. et Mac Daniels L. H. — An introduction to Plant Anatomy. (1925, 2e edition, 1947).

Falkenberg P. — Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart (1876).

Gessner F. — Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen, in Ruhland, Handbuch der Pflanzenphysiologie, III, Berlin (1956).

GOEBEL K. — Pflanzenbiologische Schilderungen, III, Epiphyten. Marburg (1889).
GUILLAUD A. — Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones. Ann. Sc. Nat., Bot. ser. 6, **5** : 1-176 (1878).
HABERLANDT G. — Physiologische Pflanzenanatomie. 4e Aufl., Leipzig (1909).
— Zur Kenntnis des Spaltoffnungsapparates. Flora **6** : 70-97 (1887).
HARBRECHT A. — Untersuchungen über die Ionenaufnahme der Bromeliaceen. Jb. wiss. Bot. **90** : 25 sq. (1941).
HAYWARD H. E. — The structure of the economic plants. New York (1938).
HEDLUND T. — Om fjallens byggnad och deras förhallande till Klyföppningarne hos en del Bromeliaceer. Bot. Notiser : 217-224 (1901).
HOLM T. — Medicinal plants of North America, 92, *Ananas sativa* Lindl. Merck's Rept. **24** : 192-194 (1915).
JORGENSEN A. — Om Bromeliaceerhes Rödder (Bidrag til rodens natur-historie). Bot. Tidsskr. (Copenhague), ser. 3, **2** : 144-170 (1878).
KEILINE E. — Recherches anatomiques sur les feuilles des Broméliacées. Rev. Gén. Bot., Paris **27** : 77-95 (1915).
KOCH C. — Étude sur les Bromeliacées. La Belgique horticole : 195 sq. (1860).
KRAUSS B. — Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) MERR. I. Introduction, the stem and the lateral branch or axillary bud. Bot. Gaz. **110**, 2 : 159-217 (1948). II. The leaf. Ibid. 3 : 333-404 (1949). III. The root and the cork. Ibid. 4 : 550-587 (1949).
KROEMER K. — Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca Bot. **59** : 1-151 (1903).
LIESKE R. — Die Hererophyllie epiphytischer Rosettenbildender Bromeliaceen. Jahrb. wiss. Bot. **53** : 502-510 (1914).
LINSBAUER K. — Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und Durchluftungsapparates der Bromeliaceen. Sitz. Kais Akad. wiss. Wien, Math.-Natur. Klasse **120** : 319-348 (1911).
MANGIN L. — Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones. Ann. Sc. Nat., ser. 6, **14** : 216-353 (1882).
MEYER L. — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Bromeliaceenwurzeln. Planta **31** : 492-522 (1940).
MEZ C. — *Bromeliaceæ*, in DE CANDOLLE, Monographiæ Phanerogamarum, IX (1896).
— Physiologische Bromeliaceen-Studien. I. Die Wasserökonomie der extrem atmosphärischen Tillandsien. Jahrb. wiss. Bot. **40** : 157-229 (1904).
MICHEELS J. — Sur les poils écailleux des Broméliacées. Rev. Bot. Hort. Belge Etrang. **30** : 122-124 (1914).
MILES THOMAS E. N. et HOLMES L. E. — The development and structure of the seedling and young plant of the pineapple *(Ananas sativus)*. New Phytol. **29** : 199-226 (1940).
PICADO M. C. — Les Broméliacées considérées comme milieu biologique. Thèse d'Université, Paris (1913).
PLUMIER. — Nova plantarum Americanarum Genera (1703).
SCHIMPER A. F. W. — Ueber Bau und Lebenweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralblatt. **17** : 192-195 (1884).
— Ueber die Lebenweise der epiphytischen Bromeliaceen an ihren natürlichen Standorten. Jahrb. Gartenkunde Bot. 2 : 373-379 (1885).
— Botanische Mittheilungen aus den Tropen, II. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Iena (1888).
SCHIMPER et VON FABER. — Pflanzengeographie auf phyiologischer Grundlage (1935).
SCHULTZ E. — Beiträge zur physiologischen und anatomischen Phylogenie der vegetativen Organe der Bromeliaceen. Bot. Arch. **29** : 122-209 (1930).
SIDERIS C. P. — Root growth and behaviour. 5e Ann. Short Course Pineapple Prod. Hawaï Rept. : 17-30 (1926).
— Mass planting from physiological point of view. Pineapple Quart. Havaï **1** : 77-84 (1931).
SMITH L. B. — The Bromeliaceæ of Brasil. Smithsonian Misc. Collect. **126**, 1 (1955).
— The Bromeliaceæ of Colombia. Smithsonian Misc. Collect. et U. S. National Museum, Contrib. U. S. National Herb. **33** (1957).

SOLEREDER H. et MEYER F. J. — Systematische Anatomie der Monokotyledonen **4** : 80-129 (1929).

STAUDERMANN W. — Die Haare der Monocotylen. Bot. Arch. **8** : 105-184 (1924).

STEINBRINCK C. — Einfürhende Versuche zur Cohesions-Mechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der Wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen. Flora, Leipzig **94** : 464-477 (1905).

TASSI F. — Struttura delle foglie della *Tillandsia dianthoidea* Rossi in rapporta col suo modo di vegetazione. Bol. Labor. Orto. Bor. R. Univ. Sienna **2** : 99-102 (1899).

TIETZE M. — Physiologische Bromeliaceenstudien. II. Die Entwicklung der Wasser aufnehmenden Bromeliaceen Trichome. Inaug. Diss., Halle (1906).

WALLIN G. — Om egendomlinga innehallskroppar hos Bromeliaceerna. Lunds Univ. Arrsskrift, 35, 2, et Kongl. Fysiografiske Sallskapets, Lund **10**, 2 : 1-18 (1899).

WETZEL K. — Beitrag zur Anatomie der Saughaare von Bromeliaceen. Flora, Nov. ser., **117** : 133-143 (1924).

WEVRE A. — Note préliminaire sur l'anatomie des Broméliacées. Bull. Soc. R. Bot. Belgique **26**, 2 : 103-106 (1887).

WITMACK L. — *Bromeliaceæ* in ENGLER et PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien. II, 4 : 32-59 (1888).

ZIEGENSPECK H. — Analyse des belebten Kohäsionsmechanismus der Wasserspeichen in den Bromeliaceen Blättern. Bot. Arch. **37** : 267 sq. (1935).